Z. Säugetierkunde 54 (1989) 65–80

ISSN 0044-3468

Grundfragen der Biokommunikation bei Säugetieren unter besonderer Berücksichtigung akustischer Signale[1]

Von G. Tembrock

Eingang des Ms. 19. 1. 1988

Abstract

Biocommunication in mammals with special references to acoustic signals

The evolution of biocommunication in mammals will be seen with respect for mesozoic reptile communicative signals. Therefore in mammals tactile, chemical and acoustic signals dominate in the first evolutional phase. The visual system was adapted to visual cues in the context of orientation and foraging behaviour. The acoustic channel of communiction has been highly specialized with respect to modulation of the frequency, an essential preadaptation for the evolution of the human communication.

Grundlagen der Biokommunikation

Biokommunikation ist definiert als „Nachrichten-Übertragung" zwischen organismischen Systemen. Wir betrachten die Biokommunikation als einen Spezialfall des Informationswechsels. Dieser wiederum ist nach unserer Auffassung eine notwendige Konstituente des Verhaltens. Anders herum: Biokommunikation ist ein Spezialfall des Verhaltens. Um sie konkret und dann auf die Säugetiere bezogen kennzeichnen zu können, sollten wir die drei Ebenen zunächst charakterisieren:

1. Ebene: Das Verhalten. Kennzeichnung: Verhalten ist organismische Interaktion mit der Umwelt auf der Grundlage eines Informationswechsels zur Optimierung der (inklusiven) Fitneß.
2. Ebene: Die Information; sie ist notwendiger Bestandteil des Informationswechsels, ein für Organismen typischer Informationsfluß. Informationen aus der Umwelt werden als „Reize" über die Exterorezeptoren perzipiert. In der Folge können sie in einer für den jeweiligen Organismus spezifischen Form einen „Sinngehalt" bekommen; er bildet auf Grund stammesgeschichtlich vorgegebener „Erkenntnis-Mechanismen" Information. Damit stellen sie eine „message" dar. Das ist nur möglich auf Grund einer Integration in den internen Zustandsraum (Motivationen, physiologischer Status usw.); Störungen in diesem Bereich würden zu einer „Fehldeutung" führen; diese Möglichkeit wird von Lebewesen als Quelle der Information auch genutzt („Tarnung", Somatolyse, Mimikry). Eine solche „Botschaft" (message) wird mit Bedeutung belegt und, bezogen auf innere und äußere Faktoren, gewichtet; sie erhält damit ein „meaning"; daraus resultiert gewöhnlich eine motorische Umsetzung in die Umwelt hinein, das äußere Verhalten. Der Informationsbegriff wird dabei im Sinne von Küppers (1986) verwendet, er ist stets nur in bezug auf einen Referenzrahmen definierbar.
3. Ebene: Kommunikation; wir sprechen von Biokommunikation, wenn es sich um biologische Kommunikationsprozesse handelt. Bei der Biokommunikation ist das unter (2) dargestellte Prinzip des Informationswechsels qualitativ dadurch verändert, daß zwischen der Konstitution der „message" und der Umsetzung in „meaning" ein externer Übertragungskanal eingeschaltet ist: Im Sender wird die Botschaft gebildet, die

[1] Vortrag gehalten auf der 61. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde 1987 in Berlin.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/89/5402-0065 $ 02.50/0

für den Empfänger eine bestimmte Bedeutung (meaning) hat. Der intraorganismische Informationswechsel wurde externalisiert. Diesen Zusammenhang und die sich daraus ableitenden Parameter stellt Abb. 1 dar.

In dieser Darstellung sind verschiedene Aspekte berücksichtigt.

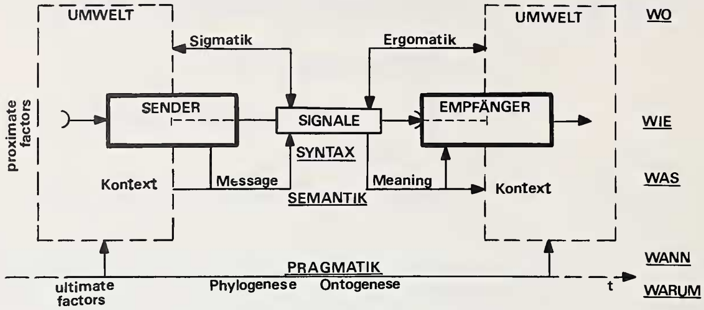


Abb. 1. Schematische Darstellung der Parameter, die im Zusammenhang mit der Biokommunikation relevant sind unter Berücksichtigung der Heuristik des Erkenntnisgewinns (Einzelheiten im Text)

Die drei Grunddimensionen der Information sind (vgl. KÜPPERS 1986):
- die *syntaktische* Dimension, die sich aus der Beziehung der Zeichen untereinander ableitet,
- die *semantische* Dimension erfaßt die Beziehung der Zeichen untereinander und das, wofür sie stehen,
- die *pragmatische* Dimension schließt beide vorgenannten ein und darüber hinaus die funktionellen Umweltbeziehungen von Sender und Empfänger.

Bei der Kommunikation sind die Zeichen „Symbole", haben für Sender und Empfänger bereits bekannte Dimensionen; in der Verhaltensbiologie werden diese Informationsträger „Signalreize" genannt. Damit sind sie von den „Kennreizen" unterschieden, deren Dimensionen der Empfänger erst bestimmen muß (Informationsbildung). Die Beziehung zwischen Zeichen und Bezeichnetem erfaßt die „Sigmatik", die Beziehung zwischen empfangenem Zeichen und Bewirktem die „Ergomatik". So können beispielsweise Lang- oder Dehnungslaute einen stationären Status anzeigen und vielleicht auch bewirken, schnelle Lautfolgen mit Bewegung verknüpft sein. Auf diese Zusammenhänge hat besonders ZAHAVI (1982) hingewiesen. Er betont, daß Lautsignale auf Stellung und Bewegung des Signalisierenden im Augenblick der Lautäußerung hinweisen und sie daher zusätziche Information über diese Bedingungen vermitteln. Unsere Einsicht in solche Zusammenhänge ist freilich noch sehr fragmentarisch. Abb. 1 versucht auch noch eine methodische Struktur aus den untersuchten Parametern abzuleiten. Auf der Ebene der Signalübertragung ist die Frage nach dem „Wie" relevant, durch sie werden auch die „proximate factors" erfaßt, das unmittelbare ursächliche Geschehen, gegebenenfalls auch auf der physiologischen Ebene im Organismus. Der raumzeitliche Bezug zur Umwelt wird durch die Fragen nach dem „Wo" und „Wann" bestimmt, und der versierte Ethologe leitet aus den drei Fragen schließlich ein „Ethotopochronogramm" ab. Mit dem „message" und „meaning" sind wir auf der semantischen Ebene, die Frage nach dem „was" ist gestellt. Im Beispiel: Wie erfolgt die Kommunikation? Der Waldhund hebt den Hinterkörper an, stützt die Hinterfüße gegen einen Stamm und reibt die Analfläche an diesem. Was geschieht? Der Waldhund markiert sein Territorium.

Und damit bewegen wir uns auf die „letzten Fragen" zu, bei deren Beantwortung die pragmatische Dimension gefordert ist, darüber hinaus aber auch Ontogenese und Phylogenese, denn es geht hier bei dem „Warum" um die „ultimate factors". Warum macht es der Waldhund gerade so und nicht anders?

Für die Kommunikation können wir nunmehr vier Voraussetzungen definieren:
1. Voraussetzung ist Kopräsenz offener Systeme,
2. Voraussetzung ist ein Informationswechsel,
3. Voraussetzung ist eine informationelle Kopplung,
4. Voraussetzung sind materiell-energetische Träger.

Der Strukturgehalt solcher Träger als „Signal" wird „Information" genannt. „Informationsparameter" sind *die* Struktureigenschaften, welche diese Information enthalten.

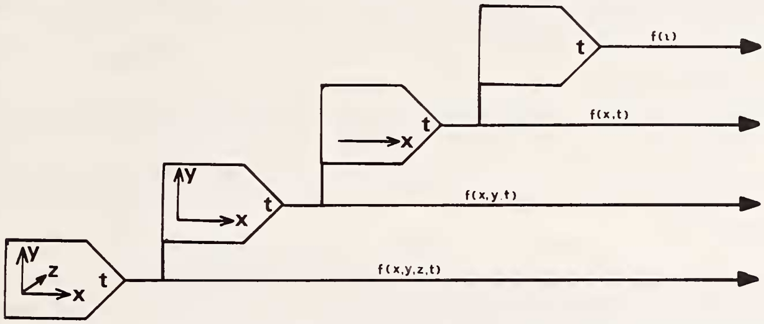


Abb. 2. Darstellung der Minimierung des Signalaufwandes in der Evolution der Signalreize

Wir gehen von der Annahme aus, daß es im Verlauf der Evolution zu einer Minimierung des Signalaufwandes gekommen ist (Abb. 2), was aber nicht ausschließt, daß aus bestimmten Gründen nebeneinander Signale verschiedenen Dimensionsgrades genutzt werden. Unsere Sprache ist der dimensionslose Extremfall. Am Anfang steht der ganze dreidimensionale Körper als Informationsträger. In der Evolution wurden die Signale vielfach vom übrigen Verhalten „abgekoppelt", wobei die Lautgebung im Falle der aktuellen Übertragung besonders geeignet ist, während chemische Signale bei der latenten Kommunikation raumzeitlich vom Sender abgesondert und an einem Substrat deponiert werden. Wir können insgesamt drei prinzipielle Medien für die Biokommunikation unterscheiden:
- den eigenen Körper (Kontaktkommunikation),
- das Ökosystem mit seinen Strukturen,
- das Populationssystem.

Ein Verhalten, das der Übertragung von Signalen dient, bezeichnen wir als Signalverhalten (Signalhandlung). Oft ist es mit speziellen Signalstrukturen verbunden, besonders beim optischen Kanal; Demonstrationsbewegungen stellen dann Formen, Muster oder Farben zur Schau.

Ein solches Signal kann ambivalent und sowohl an den Argenossen als auch an den Predator adressiert sein, der aus ihm erfährt, daß er bereits entdeckt worden ist.

Biokommunikation wird durch die Organisationsebene der informationell gekoppelten Systeme bestimmt. Es hat bereits verschiedene Versuche gegeben, daraus eine Phylogenie der biokommunikativen Vorgänge abzuleiten, also auch die Vorstufen zu erfassen. Bekannt wurde der auch heute noch diskutable Versuch von TAVOLGA (1968), der folgende Ebenen unterschieden hat:
1. Die vegetative Ebene der Interaktion (physische Ebene),
2. die tonische Ebene der Interaktion mit kontinuierlichen oder auch episodenhaft ablaufenden Interaktionsprozessen,
3. die Signalebene mit echten kommunikativen Interaktionen, an denen Sender und Empfänger beteiligt sind.

Aus unserer Gesamtsicht des Verhaltens würden wir diese Ebenen wie folgt charakterisieren:

- *konnektive Ebene* mit physischer Interaktion auf stofflich-energetischer Grundlage als „substantielle Interaktion“, wie beispielsweise beim Säugen bzw. Saugen; diese Interaktion wird vor allem von den konstitutionellen Eigenschaften des Körpers bestimmt;
- *informationelle Ebene,* die durch Eigenschaften der Interaktionen mit dem Ökosystem bestimmt wird, mit der speziellen Qualität des Informationswechsels;
- *kommunikative Ebene,* bei der Sender und Empfänger durch Signalreize im Populationssystem informationell gekoppelt sind;
- *symbolische Ebene* der Interaktionen, die durch präkulturelle bzw. kulturelle Qualitäten neue Werte und Normen ausbilden;
- *sprachliche Ebene* der Interaktionen, bei der soziale und gesellschaftliche Faktoren bestimmend werden.

Die beiden letztgenannten Ebenen charakterisieren die Spezifik der Humanevolution. Diese Ebenen unterliegen einer „metabiologischen“ Selbstorganisation, die ein tradiertes Bedingungsgefüge einschließt. Alle Ebenen bilden wieder eine „Enkapsis“, jede höhere schließt die tieferen in veränderter Form mit ein, deren Gesetze weiter gültig bleiben. Wir fassen zusammen:

Verhalten: Der informationelle Zustand a (= message) bewirkt zum Zeitpunkt (t) eine Veränderung im Zustand b (= meaning); er ist intraindividuell veränderungswirksam.

Kommunikation: Der informationelle Zustand a (= message) bewirkt zum Zeitpunkt (t) in einem anderen Organismus eine Veränderung im Zustand b (= meaning); er ist interindividuell veränderungswirksam. Für die Evolution der nunmehr definierten Kommunikationsmechanismen lassen sich zwei prinzipielle Wirkungsklassen unterscheiden: Die erste möchten wir als „epiphänomenale Kommunikation“ bezeichnen. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß der Signalempfänger verhaltensrelevante Begleiterscheinungen des Verhaltens des „latenten Senders“ nutzt. Ein bekanntes Beispiel ist das allelomimetische Verhalten, aber dann auch die „Estampeda“ der Pferde, wobei allelomimetische Phänomene die Basis liefern. Wenn als Gruppenanpassung Synchronisation im Verhalten einen Selektionsvorteil hat, dann können „Mach-Mit-“ und Verstärker-Effekte wirksam werden, ein Phänomen, auf das kürzlich M. S. Dawkins (1986) aufmerksam gemacht hat. Solche Effekte können durch „mimische Übertreibung“ von Bewegungen noch gefördert werden. Damit ist der Weg zur zweiten großen Gruppe kommunikativer Mechanismen gebahnt, die wir als „intendierte Kommunikation“ bezeichnen möchten. Sie ist „beabsichtigt“, wobei evolutiv nochmals zwei Schritte zu differenzieren sind: 1. Der Sender vermittelt das „Meaning“, beispielsweise durch Signale, die Fluchtbereitschaft anzeigen. 2. Der Sender übermittelt die „Message“, etwa durch „Luftfeind-Warnrufe“. Wir wissen, daß bei verschiedenen Primaten sogar drei Klassen von „Feindsignalen“ möglich sind: „Luftfeind“, „Bodenfeind“ und „Feind im Geäst = Schlange“. Bei dieser höchsten Stufe der Biokommunikation wird der Empfänger durch den Sender in denselben Status versetzt, in dem sich der Sender befindet, so als hätte der Empfänger selbst die Ursache für das Signal wahrgenommen. Ein wesentlicher Aspekt verbindet sich noch mit der Frage nach den möglichen Signalwirkungen beim Empfänger. Auch hier kann eine klare Differenzierung heuristisch nützlich sein. Aus den nun bereits vorgestellten Prämissen ergibt sich folgende Struktur möglicher Signalwirkungen auf den Empfänger:

1. Änderungen in der Raumlage –
   a. Richtungsänderungen, bezogen auf das empfangene Signal (Taxis),
   b. Entfernungsänderung zur Signalquelle (Elasis).
2. Änderungen in der Zeitlage –
   a. Änderung in der Phasenlage,
   b. Änderung einer Frequenz,
   c. Änderung einer Dauer,
   d. Änderung einer Amplitude
3. Änderungen in der „Empfangsbereitschaft“ für Signale –

a. Änderung in der modalitätsspezifischen Empfindlichkeit,
b. Schwellenänderung innerhalb der Modalitäten,
c. Änderung im Bereich der Detektormechanismen, also der Ansprechbarkeit durch bestimmte Reizkonstellationen.

4. Änderungen des äußeren Verhaltens (der Motorik) –
   a. Auslösung eines bestimmten Verhaltens,
   b. Hemmung eines bestimmten Verhaltens,
   c. Modifikation eines bestimmten Verhaltens. (Diese Gruppe betrifft die typischen Auslöse-Wirkungen, im Anschluß an WILSON und BOSSERT 1963, auch als „releaser-effect" bezeichnet.)
5. Änderungen im internen Status (Motivation, emotionaler Status, Aktivierungsniveau, hormonaler Status, im Sinne von WILSON und BOSSERT 1963, auch „primer-effect" genannt).
6. Änderungen im Lernstatus –
   a. bedingte Reaktion,
   b. bedingte Aktion,
   c. komplexe Lernleistungen.

Wir wissen gegenwärtig noch wenig über die Zusammenhänge zwischen bestimmten Signalmodalitäten, -qualitäten und -quantitäten und den speziellen Wirkungsklassen, wie sie hier vorgestellt wurden. Bisher wurde immer vorrangig der Zusammenhang zur „Message" gesucht oder generell nach dem „Inhalt" der biologischen Nachrichten.

Bleibt noch ein notwendiger Hinweis auf die Modalitäten der Signale oder die möglichen „Übertragungskanäle". Die stammesgeschichtlich ältesten Übertragungswege sind der mechanische und der chemische Kanal. In beiden Fällen ist primär der Körper selbst das Übertragungsmedium. Wir bezeichnen diese Form der Signalübertragung als Kontaktkommunikation. Dieser Übertragungsweg ist bei Säugetieren bereits intrauterin gegeben, seine Bedeutung ist vielfach im Zusammenhang mit dem Verhalten unterschätzt worden, daher ist unser Wissen in diesem Kontext sehr lückenhaft. Zudem ist der Reifegrad zu berücksichtigen, den der Fetus im Uterus erreicht, insbesondere in bezug auf die Hirnentwicklung. Bei Arten, deren Hörorgane schon intrauterin funktionsfähig sind, und dazu gehört der Mensch, können akustische Signale bereits bleibende Wirkungen erzielen. Nach der Geburt sind taktil-mechanische und kontaktchemische Signale bei Säugetieren von hoher Valenz, wobei nutritive Kontakte auch chemische Signale (im Status der Konnektion, s. o.) einschließen können.

Kommunikation als motiviertes Verhalten

Unter diesen Aspekten erweist es sich als nützlich, die „Ereignisfelder motivierten Verhaltens" in die weiteren Überlegungen einzubeziehen (vgl. TEMBROCK 1987). Ein motiviertes Verhalten ist teleonomisch orientiert und hat daher eine Zielfunktion, beispielsweise die Kontaktaufnahme mit einem Sozialpartner. Mit dieser Verhaltensbereitschaft werden im Organismus Zielparameter (Suchbild) und funktionelle Randbedingungen sowie das entsprechende Verhaltensprogramm vorgegeben, das auch kommunikative Signale einschliessen kann. Jetzt erfolgt ein umweltbezogenes Verhalten mit Informationsaufnahme und Motorik. Stehen keine Informationen zur Verfügung, befindet sich der motivierte Organismus in bezug auf das Funktionsziel, den gesuchten Partner, noch im Distanzfeld. Das jetzt umgesetze Verhalten ist ein orientierendes Appetenzverhalten. Erst wenn Informationen über die Nähe des gesuchten Partners eintreffen, ist das Nahfeld gegeben, ein orientiertes Appetenzverhalten wird umgesetzt. Mit der Ausführung der Endhandlung ist das Kontaktfeld gegeben, auch als Terminalfeld bezeichnet (es muß nicht immer Kontakt zum Verhaltensziel bedeuten); mit der Endhandlung wird die Motivation

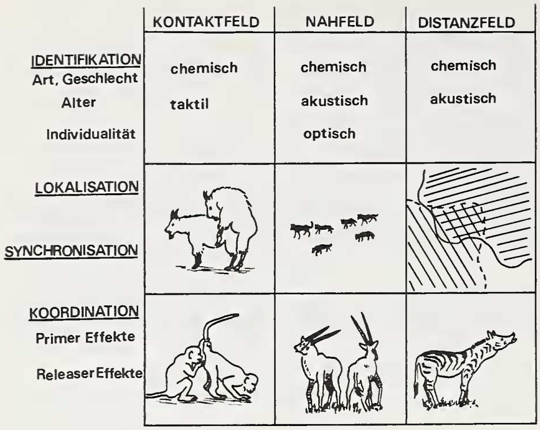


Abb. 3. Strukturmatrix zur Erfassung wichtiger Kommunikationsbedingungen bei Säugetieren. Feld 4: Schneeziege-Besprung; Feld 5: Wölfe mit koordiniertem predatorischen Verhalten; Feld 6: Zwei sich überlappende Territorien mit zeitlicher Einnischung im Überlappungsbereich; Feld 7: Kontaktverhalten bei Meerkatzen; Feld 8: Oryxantilopen im „Drohverhalten" (apotreptisches Verhalten); Feld 9: Steppenzebra beim Flehmen (nach versch. Autoren zusammengestellt)

gelöscht. In der Ontogenese und Evolution bauen sich diese Felder in umgekehrter Reihenfolge auf: Man kann nur suchen, was bekannt ist. Auch ein Kind „begreift" erst Objekte, die es dann auch aus der Entfernung identifizieren und später etwa durch Benennung erbitten kann, wenn sie nicht „präsent" (im Nahfeld) sind. Daraus leiten sich betimmte Informationsanforderungen ab, die später auch mit Hilfe der Kommunikation über andere Individuen gewährleistet werden können. Hierzu stellt Abb. 3 einige grundsätzliche Zusammenhänge vor. Im Falle der Kommunikation könnten gesuchte Partner diese Anforderungen unterstützen. Hier sei auf ein Phänomen verwiesen, das auch bei den Säugetieren einen hohen Stellenwert im sozialen Interaktionsgefüge hat und bislang kaum untersucht wurde: Die Kontaktkommunikation über mechanische Reize beispielsweise im agonistischen Verhalten, die systematisch zur Entscheidung beiträgt und ihrem Wesen nach ein „Symmetriebruch" ist: Ein Individuum dominiert. Wir übersehen gewöhnlich, daß für dieses „Kräftemessen" (wie auch beim Kontaktspiel) zahlreiche taktilmechanische Informationen genutzt werden, die Alternativen zulassen. Beim Sexualverhalten sind diese Zusammenhänge seit langem gut untersucht, aber eben nur dort.

Bei Primaten ist die herausragende Valenz dieser Informationen über den Körperkontakt (Mutter-Kind-Dyade, soziale Interaktionen) ebenfalls seit geraumer Zeit bekannt.

Evolutive Aspekte

In der Evolution der Säugetiere ergab sich in der Trias bekanntlich die Situation, daß die Reptilien alle wesentlichen für Amnioten geeigneten Lebensräume bereits okkupiert hatten. Das führte dazu, daß die Mammalia anfangs nur kleine, vermutlich dunkelaktive krallentragende (unguiculate) Arten ausbildeten, deren vorrangige Kommunikationsmittel taktile, chemische und akustische Signale waren. Der „optische Kanal" war weitgehend durch die Reptilien besetzt. Die bei den Reptilien vorbereitete Endothermie war eine Voraussetzung für diesen Evolutionsweg der Säugetiere, die zugleich die Leistungsfähigkeit des Gehirns entscheidend verbesserte, und damit wohl auch eine Basis zur Evolution des Neocortex und der Pyramidenbahnen lieferte. Der akustische Komunikationskanal hatte und hat bei Reptilien nur eine geringe Bedeutung, so daß hier eine „biokommunikatorische Nische" erschlossen werden konnte. Die chemischen Reize, die von Reptilien genutzt werden, sind fast stets Kennreize, die also informationell, aber nicht kommunikativ wirksam werden, wobei ein kontaktchemisches Verhalten unter Einsatz des Jacobsonschen Organs ein hohes Leistungsniveau ausbildete, bei einigen Schlangen noch ergänzt durch Thermorezeptoren. Doch ist weder bei ihnen noch bislang überhaupt ein gesicherter

Nachweis einer Thermokommunikation gelungen, wenigstens nicht im Bereich der „intendierten Kommunikation“ (s. o.). Bei den Säugetieren gewinnt die Ausbildung des Larynx als stimmerzeugendes Organ innerhalb der Vertebraten einen singulären Stellenwert. Es wäre interessant zu prüfen, ob die phonetischen Eigenschaften dieses Stimmapparates bei der Evolution der Vögel die Herausbildung eines anders gebauten Stimmapparates gefördert haben (Syrinx).

Das Jacobsonsche Organ erfuhr bemerkenswerterweise auf Grund der zunächst exzessiven Entwicklung des Geruchssinnes („Makrosmaten“) bei den Säugetieren einen Funktionswechsel und wurde wohl vollständig in den Dienst der Kommunikation gestellt; wir konnten 1964 erstmals den Zusammenhang mit dem Flehmen wahrscheinlich machen (Knappe 1964). Bei den Primaten könnte die Reduktion des Gesichtsschädels auch im Zusammenhang mit der Atrophie dieses Organs stehen. Hier wurde das taktilchemische Verhalten durch das taktilmechanische ersetzt. Mit der Rückbildung der Schuppen und der Dominanz des Haarkleides erfolgte zugleich eine einzigartige Ausbildung von Hautdrüsen im Dienst der chemischen Kommunikation, die wiederum eine „kommunikative Nische“ erschloß, die bei den Reptilien fast ungenutzt blieb.

Die Ausbildung des sekundären Kiefergelenkes führte zu einer Umstellung des schallleitenden Apparates im Mittelohr auf drei Gehörknöchelchen. Der akustische Rezeptor zeigt eine Koevolution – oder besser: Koadaptation – mit den stimmerzeugenden Organen und zu deren Produkten, den Lauten. Der optische Kanal hat bei Säugetieren schon frühzeitig eine starke Ausgestaltung erfahren, anfangs im Dienst der Orientierung im Raum unter eingeschränkten Lichtverhältnissen mit Restlichtnutzung und Dominanz des Stäbchenapparates in der Netzhaut. Reduktionen scheinen abgeleitet zu sein, worauf auch jüngste Untersuchungen an Spitzmäusen *(Crocidura, Sorex)* verweisen (Sigmund et al. 1987). Gleichwohl dürfte erst im Tertiär der optische Kanal in stärkerem Umfang in den Dienst der Kommunikation gestellt worden sein, nachdem die Reptilien im Verlauf der Kreidezeit ihre dominierende Stellung verloren hatten.

Chemische Kommunikation

Die chemische Kommunikation ist vor allem in vier Funktionskreise integriert: die sexuelle Partnerbeziehung, die Alterspartnerbeziehung (Brutpflege), die biosoziale Partnerbeziehung und das Territorialverhalten, zwischen denen freilich vielschichtige Wechselbeziehungen bestehen. Eine Grundfunktion der kommunikativen Mechanismen ist mit der Distanzregulation gegeben, bei der wir drei elementare Formen unterscheiden:

- *affiner Status:* die kommunikativen Signale dienen der Distanzverringerung zwischen den Interaktionspartnern;
- *diffuger Status:* die kommunikativen Signale dienen der Distanzvergrößerung zwischen den Interaktionspartnern;
- *ambivalenter Status,* der beide vorgenannten Komponenten enthält: die kommunikativen Signale dienen der Distanzerhaltung zwischen den Interaktionspartnern.

Bei der sexuellen Partnerinteraktion haben sich zwei Typen herausdifferenziert, die mit unterschiedlichen Vorzeichen arbeiten: die affine Kommunikation im heterosexuellen Bezug und die diffuge Kommunikation im Rivalen-Bezug (gleichgeschlechtlich). Die sexuelle Kompetition hat in der modernen ethökologischen Forschung und der Gewichtung als evolutionswirksames Prinzip einen hohen Stellenwert. In der Chemokommunikation sind in den beiden letzten Jahren verschiedene Signalmechnismen bekannt geworden, bei denen Pheromone (im weiteren Sinne) distanzregulativ wirksam werden, dies auch in Hinblick auf die räumliche Verteilung von Individuen in Populationen (z. B. Jannett 1984; Cox 1984; Gosling 1985; Ryon et al. 1986).

Generell gilt für die Chemokommunikation, daß der Einsatz bestimmter Signale, die

aus spezifischen Drüsen abgesondert werden, mit einem speziellen arttypischen Verhaltensmuster verbunden ist. Die Hautdrüsen lassen sich fast ausnahmslos von zwei Grundtypen – Talgdrüsen und Schweißdrüsen – ableiten (Quay 1977). Bei vielen Arten enthält auch der Fäces chemische Signale (z. B. MacDonald 1980). *Canis aureus* markiert auf diese Weise die Grenzen eines Streifgebietes, während *Lutra lutra* diese Marken gewöhnlich im Zentrum absetzt. Auch Harn hat vielfältige Funktionen in der Chemokommunikation, wobei auch Steroid-Metabolite genutzt werden. Beim Eber enthält der Speichel Steroide (Androstenol, Androstenon), die bei den weiblichen Tieren die Immobilisationsstellung auslösen (vgl. auch Vandenbergh 1983). Auch vaginale Sekretionen können kommunikative Funktionen haben, wie es beispielsweise bei einigen Primaten nachgewiesen wurde. Beim Fremdputzen (Allogrooming) können Absonderungen von Schweißdrüsen aufgenommen werden und ebenfalls Signalwirkung haben (*Microtus agrestis*, Wilson 1973; ähnliche Befunde liegen für *M. montanus* vor, Jannett 1977). Wir finden also ein breites Spektrum solcher „semiochemischer Ladungen" bei Sekreten verschiedenster Herkunft. Dabei kann ein komplexer Zusammenhang zu verschiedensten Umweltfaktoren nachgewiesen werden. So wird die „chemische Attraktivität" bei Meerschweinchen durch die Art der Nahrung beeinflußt (Beauchamp 1976); auch bei *Acomys cahirinus* wird das Bindungs- und Wahlverhalten der Jungen von der maternalen Nahrungszusammensetzung beeinflußt (Porter und Doane 1977). Es gibt bei den chemischen Signalen saisonale Änderungen in bezug auf ihre Zusammensetzung (z. B. Adams 1980), wobei besonders gonadale Steroide Einfluß nehmen, aber natürlich auch wieder das Nahrungsspektrum wirksam werden kann. Im allgemeinen weisen die Männchen eine größere Vielfalt und höhere Intensität in bezug auf das chemokommunikative Verhalten auf als Weibchen.

Eine nicht zu unterschätzende, aber erst in einigen Fällen genauer untersuchte Bedeutung haben Lernvorgänge bei der Chemokommunikation. Dabei handelt es sich vielfach um ein obligatorisches (prägungsähnliches) Lernen, das für den Vollzug arttypischen Verhaltens notwendig ist. Der soziale Status (z. B. der Dominanzwert) kann über Chemosignale angezeigt werden; beim Biber und anderen Arten nimmt die Populationsdichte auch Einfluß auf das Markierungsverhalten (Müller-Schwarze und Heckmann 1980). Ausführliche Untersuchungen zu diesen Zusammenhängen liegen für *Tupaia belangeri* vor (von Holst 1982).

Zu bedenken ist schließlich, daß chemische Signale vielfach den Charakter einer konstitutionellen Eigenschaft haben, zur Artausstattung gehören als „konstitutionelle Signale", was ja auch für einen erheblichen Teil der optischen Signale gilt. Sie sind dann permanent (phylogenetisch) intendiert, gehen also nicht aus einer aktuellen Motivation hervor (vgl. Gesamtübersicht bei R. E. Brown und MacDonald 1985). Eine wesentliche Funktion der Chemokommunikation liegt in der Individualerkennung. Außerdem kann auf diesem Wege auch der Verwandtschaftsgrad identifiziert werden, eine Voraussetzung für die kin-selection. In jüngerer Zeit sind – ähnlich wie bei der akustischen Kommunikation – Phänomene der interindividuellen Interaktion bei der Signalabgabe bekannt geworden, die als *scent-matching* bezeichnet werden und für die Partnerwahl bedeutsam sind.

Insgesamt zeichnen sich zwei Funktionsgruppen für die chemischen Signale ab:
- Identifikationssignale: Artstatus, Geschlecht, Alter, Individuum, sozialer Status, Gruppenzugehörigkeit;
- Interaktionssignale, die auf Motivationen, Emotionen, Aktivität oder Lernen und ähnliche Verhaltensprozesse, raumzeitliche Ordnung eingeschlossen, Einfluß nehmen.

Akustische Kommunikation

Neben der chemischen Kommunikation hat bei den Säugetieren die akustische Kommunikation einen hohen Spezialisierungsgrad erreicht, der beispielsweise in bezug auf den

spektralen Bereich die Vögel weit übertrifft, deren obere Hörgrenze gegenwärtig mit 16 kHz angegeben wird. Bei Säugetieren ist eine Koadaptation zwischen Lautproduktion und Hören zu verzeichnen, die im ganzen gesehen über 100 kHz reicht. Die Lauterzeugung läßt sich wie folgt gliedern:

1. Lautproduktion 1. Ordnung (ausschließlich mit körpereigenen Mitteln) –
   a. Physiologisch determiniert, Stimmlaute mittels des Larynx sowie eines „Ansatzrohres" im Rachenbereich oder verstärkt bzw. modifiziert durch zusätzliche aerodynamische Sonderbildungen (Resonanzräume, z. B. *Symphalangus, Pongo,* einige *Cercopithecus, Odobenus*), Sonderbildungen bei Cetaceen und bei manchen Gazellen.
   b. Durch Verhalten realisiert, Friktionsgeräusche mittels Stacheln *(Hystric, Centetes)* oder Zähnen (*Wallabia,* Rodentia, Primaten, Suidae u. a.) oder Perkussionsgeräusche, Aufschlagen der Hände auf den eigenen Körper (z. B. *Gorilla, Pan*).
2. Lautproduktion 2. Ordnung mit Nutzung von Umgebungsstrukturen Bein- und Fußaufschlagen auf ein Substrat (Rodentia, Lagomorpha, Artiodactyla, aber auch Primaten).
3. Lautproduktion 3. Ordnung mit „Nutzung" von Artgenossen, „biosoziale Lautgebung" als „Supraphonation" –
   a. Duo, z. B. *Hylobates, Symphalangus,*
   b. Chor, z. B. *Canis, Panthera leo.*

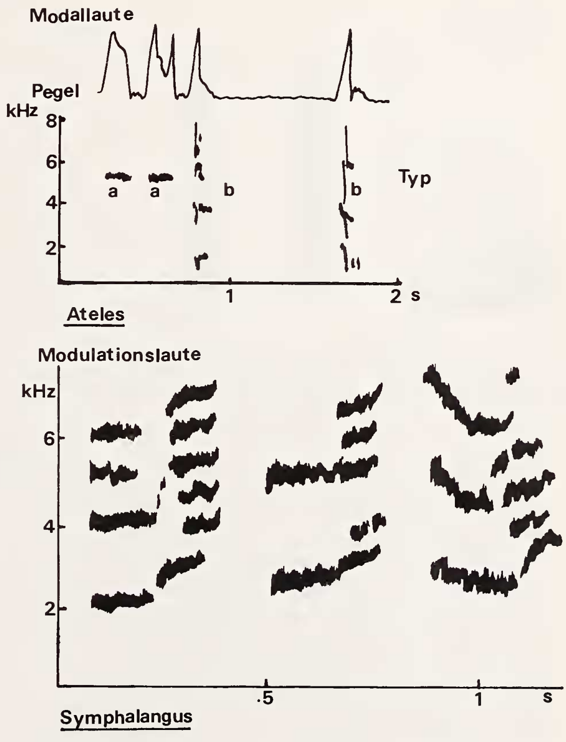


Abb. 4. Modallaute (oben) und Modulationslaute (unten) bei Primaten

Bei den Lautformen lassen sich prinzipiell Modallaute, deren Grundstruktur relativ invariant ist, von Modulationslauten unterscheiden, die durch Abwandlung variiert werden. Abb. 4 zeigt Beispiele hierfür. Bei Modallauten lassen sich daher, wie für die *Ateles*-Lautäußerungen ersichtlich, klare Lauttypen unterscheiden, die vielfach auch diskreten Situationen und inneren Zuständen zugeordnet werden können, was bei Modulationslauten nicht möglich ist; hier korrelieren Änderungen eher mit Intensitätsdifferenzen. Bei Schimpansen sind bestimmte Lautformen im hohen Maße modulationsfähig, was für den Beobachter mit dem Zustand der „Erregung" in Zusammenhang gebracht wird, also einen emotionalen Status reflektiert. Bei der Modulation ändern sich vor allem zwei Parameter:
– die Periodenfrequenz (Frequenzabstand zwischen Oberschwingungen, vgl. Abb. 5),
– die Modulationsfrequenz innerhalb des Lautes (Abb. 6).

Laute können auch die oben bereits genannten Grundstatusformen der kommunikativen Interaktion anzeigen, wobei das bekannte Gesetz der Antithese, das Darwin für optische Signale ableitete, voll realisiert wird, wie Abb. 5 für *Theropithecus* zeigt.

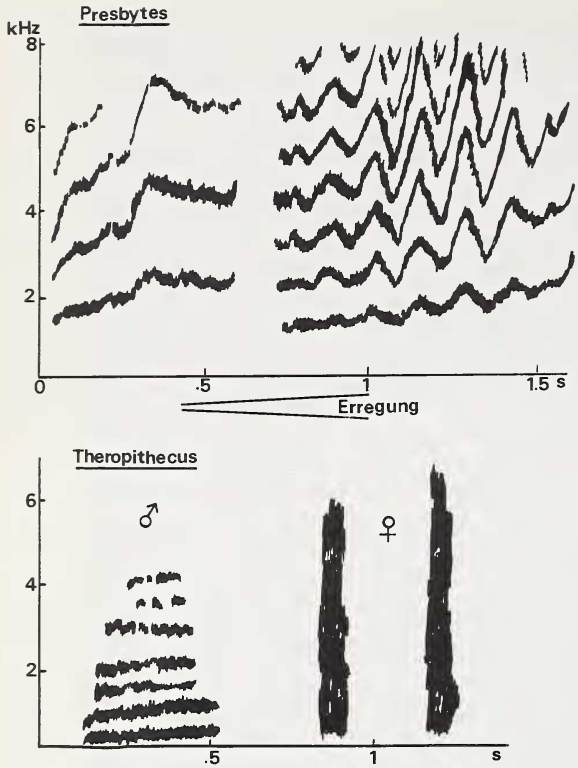


Abb. 5. Änderung der Anzahl der Oberschwingungen (Periodenfrequenz) auf Grund des emotionalen Status (oben) und affiner bzw. diffuger Lauttyp (unten)

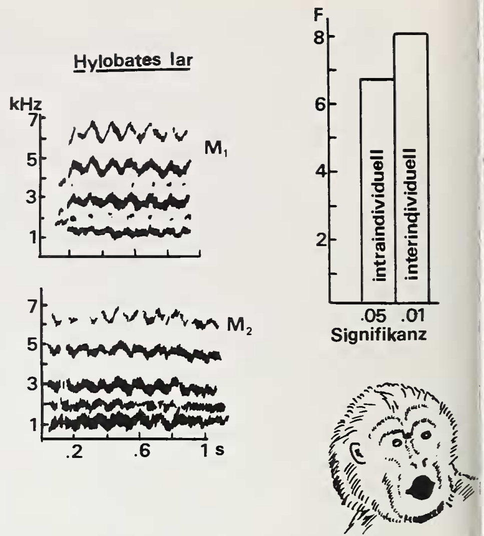


Abb. 6. Vibratolaute von zwei Gibbon-Männchen und ihre intra- und interindividuelle Varianz

Dominanz kann aber auch durch Frequenzunterschiede angezeigt werden; bei *Rattus* hat offenbar das dominante Tier eine deutlich höhere Lautfrequenz im Ultraschallbereich (Abb. 7); ähnliches haben Gyger und Schenk (1983) bei *Apodemus* beobachtet. Wie bei der Chemokommunikation gilt auch für die akustische Kommunikation die Unterscheidung der beiden Grundfunktionsklassen, 1. Identifikationssignale und 2. Interaktionssignale. Bei der zweiten Gruppe könnten Ortungssignale eine eigene Valenz haben; bei ihnen sollten auch akustische (physikalische) Eigenschaften nachweisbar sein, die eine Lokalisation der Schallquelle erleichtern.

Die vorgelegten Beispiele weisen darauf hin, daß akustische Signale den biosozialen Status in einer sozialen Hierarchie anzeigen können. Das verbindet sich gewöhnlich mit individuellen Unterschieden. Die gegenwärtigen ethökologisch orientierten evolutionsbiologischen Fragestellungen messen dem individuellen Status einen hohen Stellenwert zu. So hat sich in jüngster Zeit die experimentelle Verhaltensbiologie verstärkt auch der Frage der Kriterien der Individualität zugewandt. Die Hypothese ist gut begründet, daß die Bedeutung von Verhaltenseigenschaften auch am Grad der kommunikativen Expression gemessen werden kann. Wenn in kommunikativen Signalen signifikant individuelle Züge manifest sind, dann sollte dies auf eine besondere Valenz dieser Individualdifferenzen hinweisen. Abb. 6 hat bereits ein solches Beispiel vorgestellt. Die beiden Männchen des Weißhandgibbons *(Hylobates lar)* zeigen in ihren Tremololauten nicht nur eine intraindividuelle Variabilität, sie unterscheiden sich auch signifikant untereinander. Das gilt in noch

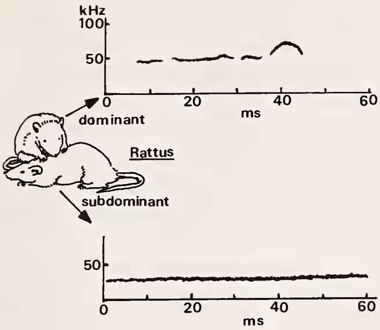


Abb. 7a. Unterschiedliche Lautformen im Ultraschallbereich bei Ratten in Abhängigkeit vom biosozialen Status (nach SALES und PYE 1974)

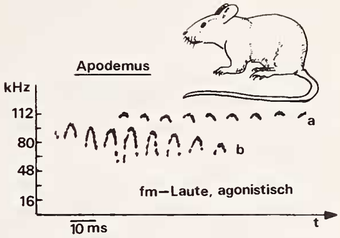


Abb. 7b. Frequenzmodulierte Laute bei Waldmäusen im agonistischen Kontext (nach GYGER und SCHENK 1983)

wesentlich höherem Maße für die Duette: Auch für das menschliche Ohr sind die typischen Paar-Duos bei den verschiedenen Gibbon-Arten unverwechselbar verschieden, wobei die Paare ihre spezielle Duo-Form langfristig beibehalten. Man wird vom Siamang beispielsweise wenigstens 15 bis 20 Paare untersuchen müssen, ehe man die arttypischen Invarianten in der Ausformung von Paar-Duos von den individualtypischen Mustern trennen kann. Auch die langen Rufreihen der Löwen zeigen individualtypische Eigenschaften, die hier vor allem die Zeitstruktur betreffen, wie unsere Untersuchungen an *Panthera leo persica* im Tierpark Berlin gezeigt haben (Abb. 8). Dabei ist erstens die Zeitstruktur der Hauptrufe in bezug auf die Periodendauer (von Lautbeginn zu Lautbeginn gemessen, vgl. auch TEMBROCK 1977a, b) deutlich verschieden und fast invariant, zweitens zeigen die Nachstoßer ein typisches Zeitmuster.

Dieses ist in so hohem Grade individualtypisch, daß die Grundstruktur auch dann erhalten bleibt, wenn die Rufreihe verkürzt wird. Diese Individualparameter werden mit Sicherheit kommunikativ genutzt, obwohl unser Wissen hierzu bei den verschiedenen Säugetiergruppen noch recht lückenhaft ist. Eindeutig funktionell ist es bei sexuellen und Alters-Partnerbeziehungen. So fanden KAPLAN et al. (1978) bei *Saimiri sciureus* sichere

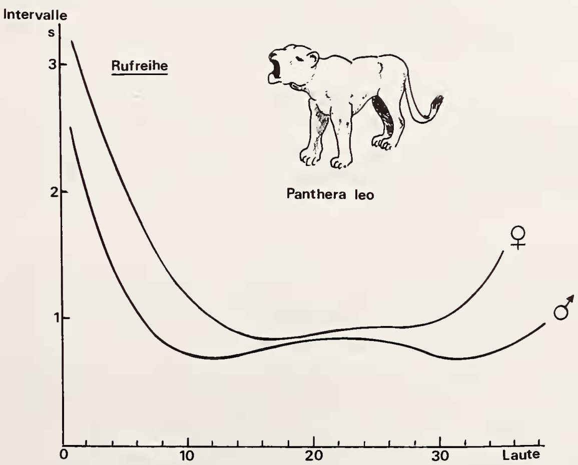


Abb. 8. Polynom 4. Grades für die Intervalle (von Lautbeginn zu Folgelautbeginn) für Mittelwerte von Rufreihen (insgesamt 14) von zwei Exemplaren des Indischen Löwen (Tierpark Berlin)

Hinweise darauf, daß Mütter ihre eigenen Jungen allein am Laut erkennen, was vermutlich für viele Primaten, den Menschen eingeschlossen (hier bei Neonaten), gilt. Wir fanden bei *Macaca,* daß 40 % aller Lautformen als Dialoge vollzogen wurden, davon 80 % als Dialoge 1. Ordnung (A–B–A); 15 % als Dialoge 2. Ordnung (A–B–A–B); 4 % als Dialoge 3. Ordnung (A–B–A–B–A); 1 % als Dialoge 4. Ordnung (A–B–A–B–A–B) (Klotz 1973).

Es gibt gegenwärtig noch wenig systematische Studien zu diesem Sachverhalt. Zur Evolution der Kommunikation gehört die Einengung des Adressaten-Spektrums:

1. Stufe: Adressat unspezifisch; Signale dieses Typs können über die Artgrenze hinaus wirksam sein;
2. Stufe: Adressat artspezifisch; die Signale sind nur an Artgenossen adressiert;
3. Stufe: Adressat intraspezifisch; die Signale sind an bestimmte Artgenossen adressiert, eine „Kaste" betreffend, z. B. Weibchen, Infantile usw.;
4. Stufe: Adressat individualspezifisch; ein bestimmtes Individuum ist der vorgesehene Empfänger;
5. Stufe: Adressat und Sender sind identisch („autospezifisch"); dies stellt einen Sonderfall des vorgenannten dar und ist typisch für die Echo-Ortung.

Eine zweite Differenzierung, die sich mit der vorstehenden im Sinne einer Matrix verbinden läßt, betrifft den Grad der Interaktion:

- Unidirektionale Kommunikation; die „Nachrichten-Übertragung" läuft nur in eine Richtung;
- bidirektionale Kommunikation; die Kommunikation ist wechselseitig *symmetrisch:* Sender und Empfänger tauschen die gleichen Signale aus; hierher gehört der elementare Typ der „Empfangsbestätigung" durch Wiederholung des empfangenen Signals; das wäre nach obigem Formalismus ein „Dialog 1. Ordnung"; Wiederholung als Redundanz; *asymmetrisch:* Sender und Empfänger tauschen unterschiedliche Signale aus; dies wieder einmalig oder mehrmalig (Dialoge n-ter Ordnung).

Stimmfühlungslaute können dem Typ nach eine Kommunikation aufbauen, die symmetrisch ist und Redundanz enthält. Sie gewährleistet einen bereits arbeitsbereiten Übertragungsweg für höhere Formen asymmetrischer Signalübertragung. Aus dieser Ableitung wird nochmals evident, welche Bedeutung individualtypische Unterschiede in der Signalausgestaltung aufweisen, sie ermöglichen selbst dann Asymmetrien, wenn der gleiche Signaltyp des Artrepertoires verwendet wird. Zudem wird individuelles Lernen damit positiv bewertet. Das hat im akustischen Repertoire der Vögel interessanterweise einen weit höheren Stellenwert als bei den Säugetieren. Hier hat erst der Mensch in der individualtypischen Sprachgestaltung diesem Prinzip einen neuen Entfaltungsrahmen gesetzt.

Nach allem, was wir bislang von der Kommunikation bei Primaten wissen, ist in der Gestik und Mimik der individuelle Spielraum für die Ausgestaltung ungleich größer und mit höheren Lernpotenzen ausgerüstet als im Bereich der akustischen Kommunikation. Das sollte bei Entwürfen zur Evolution der Sprache als Mittel der Kommunikation bedacht sein.

Evolutive und ontogenetische Aspekte der akustischen Kommunikation

Mit diesen Bemerkungen ist erneut die Evolution der Biokommunikation angesprochen. Doch geht es jetzt speziell um die akustischen Phänomene bei den Primaten und mit Blick auf die Humanevolution. Untersuchungen am Alarmschrei Neugeborener lassen Umrisse einiger neuer Vorstellungen hierzu erkennen, die Mende und Wermke (Wermke 1987; Mende und Wermke im Druck) formuliert haben. Ihre Gedanken seien abschließend hier kurz vorgestellt, wobei auch an dieser Stelle auf die Notwendigkeit von ontogenetischen

Studien verwiesen sein soll: Nach PLOOG (1981) lassen sich in der Lautontogenese des Menschen drei Stufen unterscheiden:
1. Automatische Steuerung angeborener Lautmuster,
2. bedingter, nicht streng reizgebundener Einsatz der arteigenen Lautmuster;
3. voluntative Produktion erlernter Lautfolgen.

Ihre Ontogenese läßt sich mit der funktionellen Reifung des neuronalen Substrates verbinden. Beim menschlichen Säugling gehören zum arttypischen Repertoire die Schreie sowie die „Nicht-Schrei-Vokalisationen" (MORATH 1979) und auch die „Gurr-Laute" nach der 6. bis 8. Lebenswoche (vgl. LENNEBERG 1972). Ab 6. Monat setzt dann das „Babbeln" („Lallen") ein, das sich durch eine hohe Mannigfaltigkeit in bezug auf Bildungsstelle, Klangfarbe, Tonbewegungen, Rhythmus sowie Akzentuierung auszeichnet, auch Artikulationsstellungen und Bewegungsabläufe variieren erheblich (vgl. SIEGERT 1973). Es gibt Hinweise, daß Erwachsene mit etwa 80 % Wahrscheinlichkeit in diesem Alter Kinder der eigenen Sprachregion von Fremden unterscheiden können, was dann wieder verloren geht. Bei den „Lallmonologen" ist die Eigenkontrolle offenbar wichtiges Element, so daß JAKOBSON (1969) von „Autoecholalie" sprach. Wir sehen auch hier einen Zusammenhang zur adäquaten Reifung der funktionellen Strukturen, die eine spätere Entwicklung des Sprechens gewährleisten.

Diese lerngesteuerten, genetisch determinierten Vorgänge schaffen eine eigene Qualität des „Selbsterlebens", sicher eine wichtige Voraussetzung für die speziellen Bewußtseinsparameter beim Menschen. Kinder mit Kiefer- oder Gaumenspalten, deren Lallphase entscheidend beeinträchtigt war, ehe eine operative Korrektur erfolgte, zeigen später erhebliche Sprachstörungen, obwohl die Sprechorgane nun funktionsfähig sind. Offensichtlich ist die „Ko-Ontogenese" im vokal-auditiven System durch die Beeinträchtigung der Lallphase gestört. Der Organismus erzeugt in dieser Phase das akustische Reizfeld autonom und weitgehend umgebungsunabhängig, ein „total feedback" (FISCH 1983) ist gegeben: Das auditorische Feedback macht eine Internalisation des kommunikativen Verhaltens möglich und leistet damit einen wichtigen Beitrag zur Ontogenese kognitiver Fähigkeiten. MENDE und WERMKE weisen auf die spezielle Systemorganisation und biophysikalisch-energetische Zusammenhänge hin. Die Energieflußdichte ist bei akustischen Signalen wesentlich niedriger als bei optischen. Im zentralen Bereich (200 lux, 60 Db) sind die Energieflußdichten von Licht millionenfach höher als die Flußdichten von Schall. Das liefert aus energieökonomischen Gründen ein wesentliches Argument für die besondere Eignung selbsterzeugter akustischer Signale gegenüber optischen.

Die Schallübertragung über das Medium Luft führte zu einer Verbesserung des Hörvermögens gegenüber den wasserbewohnenden Vorfahren der höheren Wirbeltiere, bei Säugetieren zu einer Verschiebung des Maximums der Empfindlichkeit hin zu höheren Frequenzen sowie einer Verbreiterung des Hörbereiches (FLEISCHER 1984). Bei den Carnivoren wurden die Empfindlichkeitsmaxima bis zu den physikalischen Grenzen ausgeweitet, wobei Habitatanpassung unter Einschluß der jeweiligen Besonderheiten in den Übertragungseigenschaften des Schalls zu differenzierten Sonderentwicklungen führte.

In diesem Zusammenhang hat das Frequenzunterscheidungsvermögen eine eigene Entwicklung vollzogen, wobei ein deutlicher Evolutionstrend auch in den rezenten Modellen der Ahnenreihe zum Menschen hin erkennbar ist (Abb. 9). Diese Diskriminationsfähigkeit stand sicher primär im Zusammenhang mit der Informationsgewinnung aus ökologischen Parametern der Umgebung, sie wurde erst später auch für die eigentliche Kommunikation genutzt. Die Coevolution hat beim Menschen zur gleichen Präzision in Lautperzeption und Lauterzeugung geführt: Die Präzision der Phonation (Jitter) stimmt mit der Präzision des Hörens (Frequenzhub frequenzmodulierter Signale) überein. Die höchste Ausformung hat diese Entwicklung beim Gesang erfahren in der Umsetzung frequenzkonstanter und frequenzmodulierter Laute. Die biokommunikative Valenz sol-

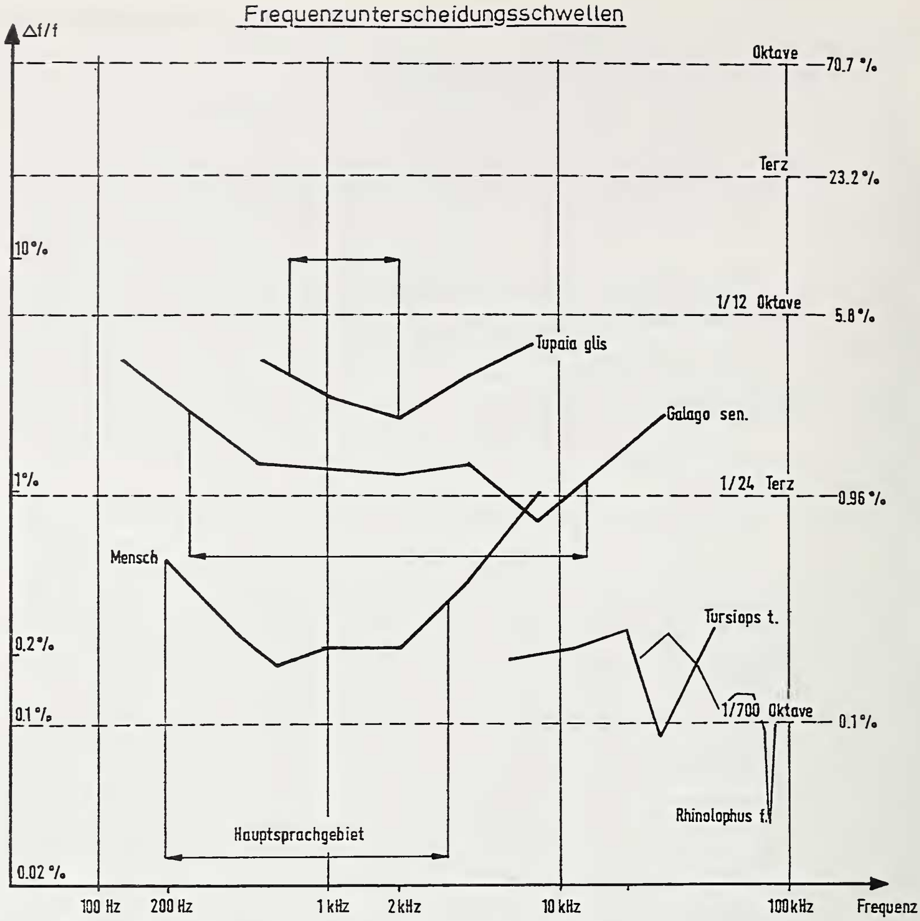


Abb. 9. Beispiele zur Darstellung der Evolution der Frequenzunterscheidungsschwellen (nach MENDE und WERMKE, im Druck)

cher Eigenschaften hängt auch mit dem deutlichen Signal-Rausch-Abstand in Ökosystemen zusammen, da in der Natur frequenzmodulierte Schallereignisse (> 3 Hz) selten sind. Bei den Säugetieren und speziell den Primaten ist daher die Evolution kommunikativer Signale durch verstärkte Nutzung der Frequenzmodulation gekennzeichnet. Der Bereich des besten Frequenzunterscheidungsvermögens und der Bereich der häufigsten Soziallaute fallen daher zusammen. Die reizintensive und stark „erregende" Wirkung frequenzmodulierter Signale wird auch in der modernen Zivilisation bei Alarmsignalen genutzt. Auch der Säuglingsschrei als ein Alarmsignal zeigt daher solche Eigenschaften. Daraus leiteten MENDE und WERMKE ein mehrjähriges Forschungsprogramm ab, in dem das spezielle Variabilitätsmaß „Melodienspektrum" entwickelt wurde. Abb. 10 zeigt zwei Beispiele hierfür: Beim gesunden Kind (erste Lebenstage) ist dieses Spektrum stark gegliedert, bei einem zerebralparetischen Kind dagegen auffallend monoton. Dieser Variabilitätsverlust bei der Grundfrequenz scheint auf unreifer oder gestörter Hirnstammfunktion zu beruhen. Die diagnostische Valenz ist unübersehbar.

Die vorstehenden Ausführungen konnten nur einige grundlegende Wesenszüge in der Biokommunikation bei Säugetieren charakterisieren, wobei das Vorgehen auch vom

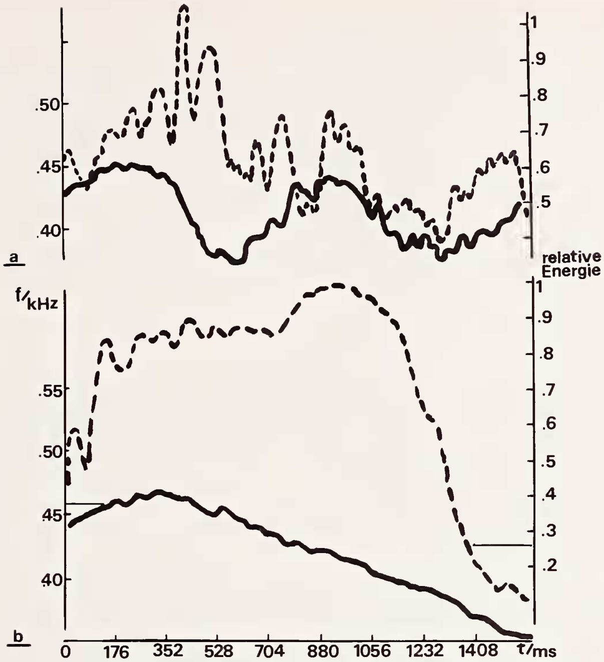


Abb. 10. a. Starkstrukturiertes Melodiespektrum eines gesunden neugeborenen Säuglings; b. Melodiespektrum eines Säuglings, der später zerebralparetisch wurde. Das Spektrum ist ungegliedert und monoton abfallend (nach WERMKE 1987)

gegenwärtigen Wissensstand mitbestimmt wird. Moderne übergreifende Fragestellungen, wie sie vor allem durch die Ethökologie und die Verhaltensphysiologie angeboten werden, lassen aber bereits fruchtbare Felder neuen Erkenntnisgewinns in Umrissen sichtbar werden. Hier wurde versucht, einige durch spezifische Aspekte der gegenwärtigen Forschung erkennbare Ansätze und Quellpunkte für weiterführende Untersuchungen aufzuzeigen. Sie werden sowohl von den künftigen Konzepten der Evolutionstheorien als auch von weiteren Einsichten in die speziellen Bedingungen der Biokommunikation mitbestimmt. Nicht zuletzt sollte dabei das wachsende Bemühen um neue Einsichten in die Bedingungen der Humanevolution mit in Rechnung gestellt werden.

Zusammenfassung

Die Biokommunikation der Säugetiere hat ihre spezielle Qualität durch die Konkurrenz mit den Reptilien im Mesozoikum erhalten. Es dominierten anfangs taktile, chemische und akustische (mechanische) Signale; das Auge war zunächst vorrangig auf den Informationsgewinn aus ökologischen Parametern spezialisiert und wurde wohl erst im Tertiär stärker zur Aufnahme optischer Signale von Artgenossen genutzt, also in den Prozeß der Biokommunikation einbezogen. Der akustische Kanal hat sich hochgradig spezialisiert unter besonderer Berücksichtigung frequenzspezifischer Parameter (Frequenzmodulation) und hierin einen singulären Stand erreicht, der auch Voraussetzung für die Evolution der menschlichen Kommunikation war.

Literatur

ADAMS, M. G. (1980):: Odour-producing of mammals. Symp. Zool. Soc. **45**, 57–86.
BEAUCHAMP, G. K. (1976): Diet influence attractiviness of urine in guinea pigs. Nature **263**, 587–588.
BROWN, R. E.; MACDONALD, D. W. (1985): Social odours in Mammals. Oxford: Oxford Univ. Press.

Cox, T. P. (1984): Ethological isolation between local populations of house mice *(Mus musculus)* based on olfaction. Anim. Behav. **32**,1068–1077.

Dawkins, M. S. (1986): Unravelling animal behaviour. Burnt Mill, Harlow: Longman.

Fisch, L. (1983): Integrated Development and Maturation of the Hearing System. Brit. J. Audiol. **17**, 137–154.

Fleischer, G. (1984): Evolution of ear and hearing in mammals. Acta Zool. Fennica **171**, 77–81.

Gosling, L. M. (1985): The even-toed ungulates: order Artiodactyla. Sources, behavioural context, and function of chemical signals. In: Social Odours of Mammals. Ed. by R. E. Brown and D. Mac Donald. Oxford: Oxford University Press, 550–618.

Gyger, M.; Schenk, S. (1983): Semiotical approach to the ultrasonic vocalization in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus* L. Behaviour **84**, 244–257.

Holst, D. von (1985): Olfactory communication in *Tupaia belangeri:* Chemical signals – their effects and possible functions. In: Social Odours of Mammals. Ed. by R. E. Brown and D. MacDonald. Oxford: Oxford Univ. Press.

Jakobson, R. (1969): Kindersprache, Aphasie und allgemeine Lautgesetze. Uppsala Univers. Aarskrift, Neuausgabe Ed. Suhrkamp.

Jannett, F. J. (1977): On the sociobiology of the montane vole, *Microtus montanus nanus* (Rodentia: Muridae). Ph. D. Thesis, Cornell Univ., Ithaca, New York.

— (1984): Scent communication in social dynamics of mammals. Acta Zool. Fennica **171**, 43–47.

Kaplan, J. N.; Winship-Ball, A.; Sim, L. (1978): Maternal discrimination of infant vocalizations in squirrel monkeys. Primates **19**, 187–193.

Klotz, M. (1973): Zum Problem der bidirektionalen akustischen Kommunikation bei der Gattung *Macaca*. Z. Psychol. **180/181**, 283–310.

Knappe, H. (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organs (Organon vomeronasale Jacobsoni). Zool. Garten N. F. **28**, 188–194.

Küppers, B.-O. (1986): Der Ursprung biologischer Information. München, Zürich: Piper.

Lenneberg, E. H. (1972): Biologische Grundlagen der Sprache. Frankfurt: Suhrkamp.

Mende, W.; Wermke, K. (im Druck): Evolution und Ontogenese der auditiv-vokalen Systems. Wiss. Zeitschr. Humboldt-Univ., Math.-Nat. Reihe, Berlin.

Morath, M. (1979): Inborn vocalizations of the human baby and communicative value for the mother. E.B.B.S. workshop „Audition and Speech", Göttingen.

Müller-Schwarze, D.; Heckman, S. (1980): The social role of scent marking in beaver *(Castor canadensis)*. J. Chem. Ecol. 6, 81–95.

Ploog, D. (1981): Neurobiology of primate audio-vocal behavior. Brain Res. Rev. **3**, 35–61.

Porter, R. G.; Doane, H. M. (1977): Diatary-dependent cross-species similarities in maternal chemical cues. Physiol. and Behav. **19**, 129–131.

Quay, W. B. (1977): Structure and function of skin glands. In: Chemical Signals in Vertebrates. Ed. by D. Müller-Schwarze and M. N. Mozell. New York: Plenum Press. 1–16.

Ryon, J.; Fentress, J. C.; Harrington, F. H.; Bragdon, S. (1986): Scent rubbing in wolves *(Canis lupus):* The effect of novelty. Can. J. Zool. **64**, 573–577.

Sales, G.; Pye, D. (1974): Ultrasonic Communication by Animals. London: Chapman and Hall.

Siegert C. (1973): Entwicklung der Sprache und des Sprechens. In: Phoniatry und Pedioaudiologie. Ed. by Biegalski et al. Stuttgart, 91–103.

Sigmund, L.; Siegmund, R.; Claussen, C.-P. (1987): Bau und Funktion der optischen Sinnesorgane bei der Waldspitzmaus *(Sorex araneus)* und der Gartenspitzmaus *(Crocidura suaveolens)* und ihre Beziehung zum lokomotorischen Verhalten. Zool. Jb. Physiol. **91**, 63–78.

Tavolga, W. N. (1968): Fishes. In: Animal Communication. Ed. by T. A. Sebeok. London: Indiana University Press, 271–288.

Tembrock, G. (1977a): Zeitmuster akustischer Signale. Nova Acta Leopoldina **46**, 581–606.

Tembrock, G. (1977b): Zeitmuster in der organismischen Kommunikation. Biol. Zbl. **96**, 641–664.

Tembrock, G. (1987): Verhaltensbiologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

Vandenbergh, J. G. (Ed.) (1983): Pheromones and Reproduction in Mammals. New York: Academic Press.

Wermke, K. (1987): Begründung und Nachweis der Eignung des Säuglingsschreis als Indikator für zentralnervöse Funktionsstörungen des Neugeborenen – Fallstudien unter Einsatz eines speziellen Computerverfahrens. Diss. Humboldt-Univ. Berlin.

Wilson, E.-O.; Bossert, W. H. (1963): Chemical communication among animals. Recent Progress **19**, 673–716.

Wilson, S. (1973): The development of social behaviour in the vole *(Microtus agrestis)*. Zool. J. Linn. Soc. Lond. **52**, 45–62.

Zahavi, A. (1982): The pattern of vocal signals and the information they convey. Behaviour **80**, 1–8.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Günter Tembrock, Bereich Verhaltenswissenschaften, Sektion Biologie, Humboldt-Universität Berlin, Invalidenstr. 43, DDR-1040 Berlin